

роль в регуляции направления передвижения веществ между эндофитом и клеткой-хозяином (Heath, 1976). Ограниченно развитые боковые ответвления гиф (см. таблицу, 7), которые считаются гаусториями грибов, входящих в состав лишайников, а также некоторых других грибов, хотя и не имеют специфической организации, по-видимому, являются специальным приспособлением для установления контакта с клеткой-хозяином (Nozu, Yamamoto, 1972; Peeling, 1973).

Обнаруживаемый у биотрофных грибов-эндофитов уровень специализации к растениям-хозяевам, по-видимому, не может служить критерием степени эволюционной подвижности, а является только отражением физиологического-биохимических особенностей эндофита и хозяина, в большей или меньшей степени препятствующих установлению уравновешенных взаимоотношений между ними. Следует отметить, что менее узкая специализация к растениям-хозяевам, характерная для многих эндофитов, развивающихся в корнях растений (например, для микризообразующих грибов), вероятно, может быть обусловлена не только свойствами грибов, но и свойствами корневой системы растений, отличающими ее от надземной части.

Анализ строения гаусториального аппарата грибов-эндофитов, принадлежащих к разным таксономическим группам, позволяет заключить, что организация его в значительной степени определяется свойствами, характерными для всех представителей группы, т. е., по-видимому, переход к эндофитному образу жизни осуществлялся неоднократно и независимо в разных группах. При этом современные представители, относящиеся к одной и той же филогенетически единой таксономической группе, могут находиться на разных стадиях такого перехода (Горленко, 1973; Дьяков, 1974).

## Литература

- Голубева О. Г. Микол. и фитопатол., 13, 3, 1979. — Горленко М. В. Краткий курс иммунитета растений к инфекционным болезням. М., 1973. — Дьяков Ю. Т. В сб.: Проблемы филогении низших растений. М., 1974. — Стражов Т. Д. О механизме физиологического иммунитета растений к инфекционным заболеваниям. Харьков, 1959. — Aist J. R., Williams P. H. Can. J. Bot., 49, 11, 1971. — Berlin J. D., Bowen C. C. Amer. J. Bot., 51, 4, 1964. — Endo R. M., Colt W. M. Proc. Amer. Phytopathol. Soc., 1, 1974. — Foster R. C., Marks G. C. Aust. J. Biol. Sci., 19, 6, 1966. — Gray mouth J. Trans. Brit. mycol. Soc., 39, 1, 1956. — Heath M. C. Can. J. Bot., 54, 21, 1976. — Kroh M., Hendriks U., Kirby E. G., Sassen M. M. M. Arch. Microbiol., 109, 1, 1976. — Lalonde M., Knowles R. Can. J. Bot., 53, 18, 1975. — Lesemann D. E., Fuchs W. H. Arch. Microbiol., 71, 1, 1970. — Nozu M., Yamamoto M. Ann. Phytopathol. Soc. Jap., 38, 5, 1972. — Peeling E. In: The Lichens. (Ed. Ahmadjian V., Hale M. E.). Academic Press, 1973. — Smith D., Muscatine L., Lewis D. Biol. Rev., 44, 1, 1969. — Williams O. H., McNabola S. S. Phytopathology, 60, 1, 1970.

Институт биохимии  
им. А. Н. Баха АН СССР  
Москва

(Поступила 7 XII 1979).

Микология и фитопатология, 14, 2, 1980

УДК 575.114:582.28

Ю. Т. Дьяков

РОЛЬ РЕКОМБИНАЦИИ В ЭВОЛЮЦИИ ГРИБОВ

YU. T. DYAKOV. ROLE OF RECOMBINATION IN THE EVOLUTION OF FUNGI

Теоретически значение рекомбинации генов в эволюции сводится к двум положениям: в агамных популяциях две благоприятные мутации могут включаться в одну особь только в том случае, если вторая мутация по-

явится у потомка организма, приобретшего первую. При рекомбинации такие две мутации могут включаться в одну особь в течение ее онтогенеза. Следовательно, популяции, имеющие половой процесс, эволюционируют быстрее бесполых и могут выживать в условиях, приводящих к затуханию бесполых популяций (Fischer, 1930; Muller, 1932); организмы, имеющие половой процесс, образуют более вариабельное потомство, чем агамные организмы, и поэтому с большей вероятностью образуют потомков с более высокой жизнеспособностью. Поэтому в случае резких изменений внешних условий половая популяция имеет больше шансов на выживание, чем бесполая (Williams, 1968; цит. по: Maynard Smith, 1974).

Фактически на относительную роль мутаций и рекомбинации в изменчивости и эволюции влияет ряд факторов.

Объем популяции. В популяциях, размер которых меньше  $10^3$ , рекомбинация практически не имеет преимуществ в скорости включения новых аллелей перед мутациями. Максимальные преимущества рекомбинация приобретает в популяциях объемом  $10^8$  особей (Crown, Kimura, 1965; Maynard Smith, 1974). При дальнейшем увеличении размера популяции роль рекомбинаций опять снижается. Например, в популяциях грибов — возбудителей ржавчинных болезней злаков при благоприятных условиях ежедневно образуется  $10^{11}$  уредоспор на 1 га, т. е. ежедневно спонтанно образуется до 100 мутаций на каждый локус (Parlevliet, Zadoks, 1977). Следовательно, в таких популяциях одного мутационного процесса достаточно для возникновения любых уникальных комбинаций генов.

Степень гетерогенности популяции. Рекомбинация может продуцировать новые варианты в двух локусах с частотой, не превышающей произведения их гетерозиготностей, поэтому она эффективна только в том случае, если величина гетерозиготности по обоим аллелям достаточно велика (Левонтин, 1978). Поэтому важна оценка общего потенциала вариабельности популяции, которая определяется степенью полиморфизма и гетерозиготности случайно выбранных локусов. Самым эффективным методом такой оценки является определение изоферментного состава белковых маркеров генов в популяции. Для фитопатогенных грибов широко используется исследование полиморфизма популяций по генам вирулентности и степени их гетерозиготности у дикарионов и диплоидов.

Система размножения. В агамных популяциях (несовершенные грибы) единственный исследованный способ рекомбинации — парасексуальный процесс. Однако широко распространенная у ряда грибов из разных классов система гетерогенной несовместимости ограничивает роль генетической рекомбинации вследствие гетерокариоза и парасексуального процесса в природных популяциях (Esser, Blaich, 1973). Например, исследование трех луизианских популяций *Neurospora crassa* показало, что все проверенные изоляты отличались друг от друга по крайней мере по одному локусу гетерогенной несовместимости и не формировали гетерокарионов (Mylyk, 1975). У *Podospora anserina* обнаружено по крайней мере 4 локуса аллельной несовместимости, 5 локусов неаллельной несовместимости и цитоплазматические факторы несовместимости. Разные географические расы несут разные факторы гетерогенной несовместимости и не образуют гетерокарионов друг с другом (Labarere, Berne, 1977). Совместное выращивание разных штаммов *Aspergillus terreus* и *A. versicolor* привело к возникновению лишь 14 и 20% гетерокарионов соответственно, причем анастомозы возникали лишь между морфологически подобными (следовательно, генетически близкими штаммами) (Caten, 1971). При совместном росте ауксотрофных мутантов *Verticillium dahliae*, полученных из одного штамма, выделено 26% гетерокарионов, в то время как при совместном росте мутантов, полученных из разных штаммов, — только 3.5% (Коновалова и др., 1979).

У скрещивающихся популяций (совершенные грибы) эффективность рекомбинаций зависит от степени аутбридинга (чем она выше, тем более

эффективна рекомбинация). У грибов отсутствуют облигатно инбрейдные и облигатно аутбрейдные виды, потенциалы инбридинга и аутбридинга зависят от генетической системы размножения (см. таблицу).

**Влияние систем совместимости на потенциалы инбридинга и аутбридинга (Koltin et al., 1972)**

Системы несовместимости	Локусы	Число аллелей				Потенциал (в %)	
		A <sub>α</sub>	A <sub>β</sub>	B <sub>α</sub>	B <sub>β</sub>	инбридинга	аутбридинга
Отсутствует						100	100
Однофакторная	A <sub>α</sub>	2				50	50
		4				50	75
		10				50	90
		20				50	95
Двухфакторная	A <sub>α</sub> B <sub>α</sub>	2		2		25	25
		5		5		25	64
		10		10		25	81
		20		20		25	90
	A <sub>α</sub> A <sub>β</sub> B <sub>α</sub> B <sub>β</sub>	2	2	2	2	25—56	56
		3	2	3	2	25—56	69
		5	4	5	4	25—56	90

По данным таблицы, гомоталличные грибы имеют 100%-е потенциалы инбридинга и аутбридинга, ибо каждая гифа или гамета может сливаться с любой другой гифой или гаметой и формировать зиготу. Однако фактически в природе инбридинг у таких грибов протекает гораздо чаще аутбридинга вследствие вероятностных закономерностей.

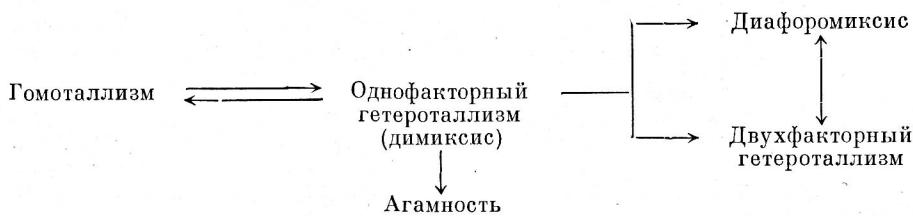
При однофакториальной системе несовместимости с двумя типами спаривания (все грибы, кроме высших базидиомицетов) гибридное потомство расщепляется на носителей A1 и A2 аллелей в отношении 1 : 1, поэтому потенциалы инбридинга и аутбридинга равны 50% (хотя по приведенным выше соображениям истинная частота инбридинга в природе выше, чем частота аутбридинга). Если число аллелей больше двух, то потенциал инбридинга не меняется, ибо отношение 1AX : 1AY в потомстве одного плодового тела сохранится, однако будет возрастать потенциал аутбридинга пропорционально увеличению числа аллелей.

При бифакториальной системе (тетраполярном гетероталлизме) скрещивание штаммов с факторами A1 B1 и A2 B2 даст 4 вида потомков: A1 B1, A2 B2, A1 B2 и A2 B1. Каждый из них совместим только с одним, ибо необходимое условие для протекания полного цикла развития — гетерогенность по обоим факторам. Следовательно, потенциал инбридинга падает до 25%, однако одновременно снижается и потенциал аутбридинга, который также становится равным 25%. Увеличение числа аллелей приводит к увеличению числа возможных сочетаний и, следовательно, потенциала аутбридинга, причем эффективность возрастания потенциала аутбридинга особенно усиливается при наличии двухфакторной системы скрещивания с двумя локусами в каждом факторе. Например, при однолокусной бифакториальной системе несовместимости для достижения 90% аутбридинга необходимо, чтобы популяция имела 40 аллелей несовместимости, а при двухлокусной такой же высокий процент аутбридинга достигается при наличии 18 аллелей. У *Schizophyllum commune* описано 9A<sub>α</sub> и 32—50A<sub>β</sub> аллелей, т. е. не меньше 288 A-факторов и 81 B-фактор; у *Coprinus lagopus* — не менее 20 A-факторов.

Почему же эта наиболее эффективная система поддержания аутбридинга обнаружена только у высших базидиомицетов (гимено- и гастеромицетов и некоторых видов порядка *Ustilaginales*)? Как полагают Колтин с соавторами (Koltin et al., 1972), большое значение для понимания эволюции типов совместимости имеет соотношение полового и бесполого способов размножения в разных группах грибов. Грибы, относящиеся к другим классам, часто гомоталличны и образуют обильное бесполое спороноше-

ние при спорадическом появлении полового размножения. У них наблюдается тенденция к утрате полового процесса. То же самое характерно и для некоторых базидиомицетов, у которых большую роль в цикле развития играют бесполые спороношения (ржавчинные грибы). Поэтому такие грибы часто инбредны или вообще лишены полового процесса, а их популяции состоят из большого числа самостоятельно эволюционирующих штаммов. У высших базидиомицетов бесполое спороношение играет ограниченную роль, они образуют аутбредные популяции. Это благоприятствует рекомбинации и гетерозиготности и привело к возникновению таких явлений, как тетраполярность (двуихфакторность) и диафоромиксис (многоаллерельность). Кстати, головневые, у которых отмечены такие же системы несовместимости, также не имеют бесполого спороношения.

Таким образом, можно полагать, что биполярный гетероталлизм предшествовал тетраполярному, а димиксис — диафоромиксису. Схематически эволюцию типов совместимости можно изобразить следующим образом.



Итак, грибам присущи два типа несовместимости — гомогенная (гетероталлизм) и гетерогенная. Системы гомогенной несовместимости снижают потенциал инбридинга, причем чем они сложнее, тем больше шансов на аутбридинг, тем сильнее поток генов между разными штаммами, тем шире возможности рекомбинации. Следовательно, гомогенная несовместимость способствует эволюции вида в целом. Гетерогенная несовместимость, наоборот, ограничивает рекомбинацию и способствует закреплению, фиксации определенных генетических комбинаций, обеспечивающих адаптацию популяции к условиям существования. Следовательно, гетерогенная несовместимость способствует эволюции отдельных групп внутри вида. Поскольку обе системы присущи большинству родов грибов, обе они, регулируя рекомбинацию, являются факторами интегрированной эволюции (Esser, 1971).

#### Литература

Коновалова Г. С., Левитин М. М., Симаров Б. В. Генетика, 15, 1, 1979. — Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М., 1978. — Сатен С. Е. Heredity, 26, 2, 1971. — Crown J. F., Kimura M. Amer. Natural., 49, 909, 1965. — Esser K. Molecular and General Genet., 110, 1, 1971. — Esser K., Blaich R. Adv. Genet., 17, 1973. — Fischer R. A. The Genetical Theory of Natural Selection. Clarendon Oxford, 1930. — Koltin Y., Stemberg J., Lemke P. A. Bacteriol. Rev., 36, 2, 1972. — Labagere J., Bergner J. Genetics, 87, 2, 1977. — Maynard Smith J. Genetics, 78, 1, 1974. — Müller H. J. Amer. Natural., 66, 2, 1932. — Myluk O. M. Genetics, 80, 1, 1975. — Parlevliet J. E., Zadoks J. C. Euphytica, 26, 1, 1977.